父方投资与性角色逆转现象：螽斯类昆虫的婚礼食物及对性选择方向的影响

高　勇，康　乐*
（中国科学院动物研究所　农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室，北京　100080）

摘要：大多数动物在繁殖过程中，雌性在繁殖过程中要比雄性付出更大投资，如相对于精子较大的卵子细胞，较长的育幼时间等，因而在交配过程中，雌性具有选择权，而雄性之间相互竞争以取得与雌性的交配权。然而自然世界中并不总是竞争的雄性（competitive male）—选择的雌性（selective female）这种婚配形式。在螽斯类昆虫中，雄性同样具有较大的父方投资。在繁殖期间，雄性螽斯争相鸣叫，求偶，且在交配后要给予雌性特殊的营养物质——精包，供雌性取食。因此在特定情况下，雌性之间将进行竞争以获取雄性配偶，雄性变得更具有选择性。影响这种性角色逆转的主要因素是可获得资源的紧缺。父方投资理论和性选择理论预测雄性显著地对后代投资时，雌性将表现出典型的雄性特征，她们竞争追求性活跃的雄性，而雄性将表现出典型的雌性特征，对配偶具有选择性。螽斯类昆虫中这种特殊的性角色逆转现象符合性选择理论和父方投资理论的预测。

关键词：父方投资；性角色逆转；婚礼食物；螽斯
中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296（2002）03-0397-04

Parental investment and sex role reversal：nuptial gift and its effects on sexual selection in katydids

GAO Yong，KANG Le（State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents，Institute of Zoology，Chinese Academy of Sciences，Beijing　100080，China）

Abstract：Parental investment theory and sexual selection theory suggests that investment by males through courtship feeding of their mates may represent an important source of nutrition and ultimately influences patterns of sexual selection. In certain insects males provide nutritional products from reproductive accessory glands during mating；these are either eaten by the female or are absorbed in her genital tract. Male bushcrickets（Orthoptera：Tettigoniidae）feed their mates with an elaborate spermatophore consisting of a spermatophylax，which is eaten by the female after mating，and a sperm ampulla，eaten after the ejaculate has emptied. Studies of the species with very large spermatophores have revealed a role-reversal in reproductive behaviour，with females aggressively competing for males capable of producing spermatophores. Population density，nutritional condition and operational sex ratio are the three main affecting factors.

Key words：parental investment；sex-role reversal；nuptial gift；katydid

大多数动物在繁殖过程中，雌性产生较大的卵子而雄性产生较小的精子；同时，雌性还要抚育后代。雌性在繁殖过程中要比雄性付出更大投资，因而在交配过程中，一般是雄性之间竞争以取得雌性的选择（尚玉昌，1998）。然而在许多昆虫中雌性没有育幼行为，而是雄性在繁殖过程中付出较大投资，如螽斯的精包（spermatophore）、雄性舞虻奉献给配偶的猎物、负子蝽的雄性育幼等，甚至有些物种的雌性在交配后取食雄性的身体。这使得繁殖过程中的父方投资大于母方投资（Thornhill，1976；Gwynne，1997；Zeh and Smith，1985）。Triver（1972）预测当雄性对后代有很大投资时，雌性将表现出典型的雄性特征，即她们将竞争追求雄性，而雄性将表现出典型的雌性特征，即对配偶具有选择性，性

基金项目：中国科学院知识创新工程项目（批准号：KSCX2－1－03）和美国直翅目昆虫学家协会基金.
第一作者简介：高勇，男，1973 年 7 月生，博士，研究方向为行为生态学，E-mail：gaoyong@panda.ioz.ac.cn
＊通讯作者 Author for correspondence，E-mail：lkang@panda.ioz.ac.cn
收稿日期 Received：2001-02-19；接受日期 Accepted：2001-10-25

角色逆转现象将会出现（Trivers，1972）。决定受精和父方投资策略的关键在于母方及其后代增加适合度和存活率所需的资源。螽斯类昆虫即是一类父方投资显著大于母方投资的动物。本文作者考查了螽斯类昆虫的父方投资的耗费与收益、有限资源及性角色逆转以探讨了父方投资的有效性。

1　螽斯类昆虫婚礼食物（nuptial gift）的形式、功能和进化

直翅目长角亚目昆虫主要包括螽斯和蟋蟀两大类。这两类昆虫的交配行为具有很近的亲缘关系，都采用了精包外挂，体内受精的繁殖行为模式。在繁殖期间一般是雄性鸣叫，求偶，吸引雌性前来交配。交配结束后雄性产生一精包（spermatophore）挂在雌性生殖器末端。螽斯的精包由三部分组成，最外面是粘质的精护（spermatophylax），一般富含蛋白质等营养成分，里面是较硬的精荚（sperm ampulla），精荚中包含精液（图 1）。交配后雌性将取食精护和精荚。蟋蟀及部分螽斯的精包部分比较小，有的种类仅具有精荚和精液，没有精护结构（Gwynne，1990）。

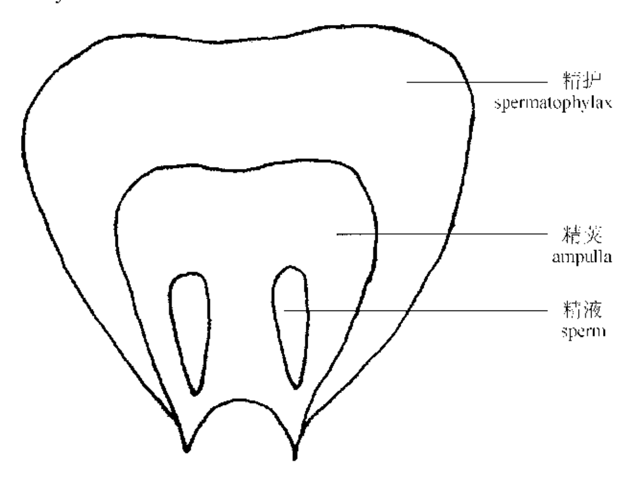


图 1　精包结构模式图

Fig. 1　The structure of spermatophore

关于精护生态学上的功能和进化起源，一直存在较大的争论（Gwynne，1990；Sakaluk，1986；Simmons，1989；Wedell，1994；Gwynne *et al*.，1984；Heller and Rinhold，1994；Rinhold and Heller，1993）。主要分为迫于性选择压力的精子保护假说和迫于自然选择压力的父方投资理论。自然选择与性选择的基本区别在于：前者是依据个体的存活和生殖能力进行选择的，而后者则只依据个体获得配偶的能力进行选择（尚玉昌，1998）。

精子保护假说认为婚礼食物是雄性取悦雌性的“彩礼”，雄性送给雌性“礼物”以获得受精权：在雌性取食精包的时候，精子趁机进入雌虫体内，等待卵子排出时完成受精。因此婚礼食物（nuptial gift）的功能是阻止雌性吃掉精子，具有较大精包的雄性将有较多的精子参与受精。雄性提供“彩礼”的能力通常与个体大小呈正相关，个体较大的雄性往往会在雄雄竞争中获胜或受到雌虫的“青睐”。此假说的证据主要有 Sakaluk（1984）发现雌虫取食精包的时间刚好与完整的精子传输时间相一致，证明精护具有保护精子不被雌性吃掉的功能。同时，一些不具有精护结构的螽斯与具精护结构的螽斯相比，在交配后并不立即离开雌虫，有较长时间的守护（mating guard），阻止雌虫取食精荚，从另一个方面证明了精护的精子保护功能（Sakaluk，1984）。

然而多数螽斯的精护质量远大于保护精子所需。多数螽斯的精包质量占其体重 10% 以上，如 *Gampsocleis gratiosa* 占 13%（Jia and Jiang，1999；Jia *et al*.，2000），*Requena verticalis* 占 16%（Gwynne，1986），而 *Ehippiger ephippiger* 则高达 40%（Ritchie *et al*.，1998），远大于保证精子完全传输所需。且雌性会有一个完全的性不应期（refractory period）（Gwynne，1988）。这表明这种在产生精包上的代谢投资不仅是一种保证受精的需要，还是对后代的投资。Gwynne 应用放射性标记雄性的精包，发现精包中的营养成分可以进入卵，即后代体内。所以精包是一种对后代的投资。作为投资方的雄性对后代的父权具有较高的自信，Gwynne 试验中的 11 组一雌两雄 *R*. *verticali* 中有 10 对的后代完全来自先交配的雄虫（Gwynne，1988）。

父方投资理论并没有完全否定精子保护假说。性选择也是一种自然选择的形式（尚玉昌，1998）。Gwynne 总结认为，这种父方投资起源于性选择压力，而受自然选择压力所保持。从蟋蟀到螽斯，精护从无到有，从小到大的各个物种，是处在不同进化时段的代表（Gwynne，1988，1990）。

螽斯类昆虫还一些其它物质做为父方投资。生活在特殊环境中的螽斯以环境中的紧缺或关键资源为“彩礼”送给雌性，如沙漠中的灶马蟋 *Gryllodes sigillatus* 雄性的精包中水份占 82%（Will and Sakaluk，1994）。

2 父方投资的代价与收益

付出昂贵的精包后，雄性恢复身体及再次产生精包需要较长时间，如 *R. verticalis* 为 5 天（Ritchie *et al.*，1998），*G. gratiosa* 为 3 天（待发表），这样雄性交配次数就要受限，意味着雄性交配机会的减少。

父方投资可以增加配偶和后代的适合度（Ritchie *et al.*，1998；Will and Sakaluk，1994）。精包主要成分是蛋白质，这些营养成分最终流向交配雌性的"子宫"和成熟的卵内。试验表明增加婚礼食物导致卵的数目增加和卵的体积增大（Simmons，1988）。较大的卵增加了后代的适合度。在 *R. verticalis* 中，产较大卵雌性的后代渡过寒冬的概率增加（Rithie *et al.*，1988）。在蟋蟀 *Gryllus bimaculatus* 中取食多个精荚在增加卵的大小和孵化成功率上与螽斯取食精护的效果是相似的（Will and Sakaluk，1994）。

雌性取食较大的精包同样也缩短了子代发育的时间，将使子代成虫的个体较大，无论是雌性或雄性，都会在与同性的竞争中获胜（Rithie *et al.*，1998）。较大的雄性更易受到雌虫的"偏爱"（Gwynne，1984；Grean and Dunn，1999）。较大的雌性产卵力较高，更易获得交配机会（Lynam *et al.*，1992）。为雌性提供精包总的利益就在于传递这种遗传优势，增强后代的性竞争能力。

3 性角色逆转现象的理论基础和证据

性选择作用的强度和方向依赖于两性生殖投资的差异和获得配偶的难易程度。当两性的投资的差异大体相等时，如在单配性鸟类中雄鸟和雌鸟共同喂养雏鸟，性选择作用的强度就比较弱。两性的生殖投资差异很大时，通常会发生激烈的配偶竞争，即投资少的一性（通常是雄性）为争夺投资多的一性而展开竞争（尚玉昌，1998）。

当可获得的食物质量差或资源紧缺时，雄性螽斯提供"彩礼"的能力将相对降低，此时，雄性的精包就成为一种稀缺的物质资源，而这种资源完全被雄性所控制。雌性间为获得这种资源就需要进行竞争；雄性将选择适合度较高的雌性，保证投资的有效性即后代的适合度较高。这时性角色逆转现象将会出现（Gwynne，1981）。

营养条件直接影响雄虫提供婚礼食物的能力。低质量食物饲养下的雄 *G. gratiosa* 会减少精包中干物质含量（Jia *et al.*，2000）。螽斯 *E. ephippiger* 在高营养组中表现出正常的性角色，而在低营养组中表现出性角色逆转现象。拒绝配偶试图交配都发生在雄性，竞争则在雌性中出现。性角色逆转的雄性鸣叫的频率和强度都明显下降（Ritchie *et al.*，1998）。

种群密度影响可获得食物在整个种群中的分布，从而间接影响雄性提供"彩礼"的能力。摩门螽斯 *Anabrus simplex* 在低密度下表现正常的性角色，而在高密度下表现性角色逆转现象。表现为雌性聚集在一起，雄性在其中选择配偶（Gwynne，1984）。

两性在交配活动中的所扮演的角色经常与特定时期内处于性活跃状态的雌雄性数量之比即有效性比（operational sex ratio）有关。雌雄两性在繁殖潜能上的差异常常会导致有效性比的改变。如 *R. verticalis* 雌性不应期为 4 天，而雄性恢复期为 5 天，雌性的性不应期与雄性恢复所需时间的不一致使性比偏雌（female-bias sex ratio），雄性资源变得相对稀缺（Ritchie *et al.*，1998）。关于有效性比导致性角色逆转现象的试验研究还比较少。

4 总结

雌雄两性在繁殖过程中的关系是一个引人入胜的话题。他们在整个过程中既合作又冲突，既相互依赖又相互制约。双方都要充分地利用对方的资源来保证自己的遗传效率，同时又充分利用自己的资源来控制对方。昆虫中这种性角色逆转现象表明雄性可以控制雌性繁殖所需的限制性资源。在螽斯中，这种资源是含蛋白质丰富的精包。这种父方投资也是雌性及其后代所需的限制性资源。因此，雄性的父方投资策略是十分有效的。虽然它可能限制了雄性在一个繁殖季节中的交配次数，但它保证了它们对配偶的选择地位，较高的父权和适合度，以及后代的繁殖潜能。

参 考 文 献（References）

Gwynne D T，1981. Sexual difference theory: Mormon crickets show role reversal in mate choice. *Science*，213：779 – 780.

Gwynne D T，1984. Courtship feeding increases female reproductive success

in bushcrickets. *Nature*, 307: 361 – 363.

Gwynne D T, 1984. Sexual selection and sexual differences in Mormon crickets (Orthoptera: Tettigoniidae, *Anabrus simplex*). *Evolution*, 38: 1011 – 1022.

Gwynne D T, 1986. Courtship feeding in katydids (Orthoptera: Tettigoniidae): investment in offspring or in obtaining fertilizations? *Am. Nat.*, 128: 342 – 352.

Gwynne D T, 1988. Courtship feeding in katydids benefits the mating male's offspring. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 23: 373 – 377.

Gwynne D T, 1990. The katydid spermatophore: evolution of a parental investment. In: Bailey W J, and Rentz D C F ed. The Tettigoniidae: Biology, Systematics and Evolution. Crawford House Press. 27 – 40.

Gwynne D T, 1997. Glandular gifts. *Scientific American*, 277 (2): 66 – 71.

Gwynne D T, Bowen B J, Codd C G, 1984. The function of the katydid spermatophore and its role in fecundity and insemination (Orthoptera: Tettigoniidae). *Aust. J. Zool.*, 32: 15 – 22.

Heller K G, Rinhold K, 1994. Mating effort function of the spermatophore in the bushcricket, *Poecilimon veluchicnus* (Orthoptera, Phaneropteridae): support from comparison of the mating behaviour of two subspecies. *Biol. J. Linnn. Soc.*, 53: 153 – 163.

Jia Z Y, Jiang Z G, 1999. Ethograms and mating behaviors of *Gelerifictorus micado* and *Gampsocleis gratiosa*. *Acta Zool. Sin.*, 45: 49 – 56.

Jia Z Y, Jiang Z G, Sakaluk S K, 2000. Nutritional condition influences investment by male katydids in nuptial food gifts. *Ecol. Entomol.*, 25: 115 – 118.

Lynam A J, Morris S, Gwynne D T, 1992. Differential mating success of virgin female katydids *Requena verticalis*. *J. Insect Behav.*, 5: 51 – 59.

Owens P F I, Thompson B A D, 1994. Sex difference, sex ratios and sex roles. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 258: 93 – 99.

Reinhold K, Heller K G, 1993. The ultimate function of nuptial feeding in the bushcricket, *Poecilimon veluchianus* (Orthoptera: Tettigoniidae: Phaneropterinae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 32: 55 – 60.

Ritchie M G, Sunter D, Hockham L R, 1998. Behavioral components of sex role reversal in the tettigoniid bushcricket *Ephippiger ephippiger*. *J. Insect Behav.*, 11 (4): 481 – 491.

Sakaluk S K, 1984. Male crickets feed females to ensure complete sperm transfer. *Science*, 223: 609 – 610.

Sakaluk S K, 1986. Is courtship feeding by male insect parental investment? *Ethology*, 73: 161 – 166.

Shang Y C, 1998. Behavioral Ecology. Beijing: Peking University Press. 58 – 97. [尚玉昌, 1998. 行为生态学. 北京: 北京大学出版社. 58 – 97]

Simmons L W, 1988. The contribution of multiple mating and spermatophore consumption to the lifetime reproductive success of female field crickets (*Gryllus bimaculatus* De Geer). *Ecol. Entomol.*, 13: 57 – 69.

Simmons L W, Parker G A, 1989. Nuptial feeding in insects: mating effort versus paternal investment. *Ethology*, 81: 332 – 343.

Thornhill R, 1976. Sexual selection and paternal investment in insects. *Am. Nat.*, 110: 153 – 163.

Trivers R L, 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbell B ed. Sexual Selection and the Descent of Man, 1871 – 1971. Aldine, Chicago. 136 – 179.

Wedell N, 1994. Dual function of the bushcricket spermatophore. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 258: 181 – 185.

Will M W, Sakaluk S K, 1994. Courtship feeding in decorated crickets: is the spermatophylax a sham? *Anim. Behav.*, 48: 1309 – 1315.

Zeh D W, Smith R L, 1985. Paternal investment by terrestrial arthropods. *Amer. Zool.*, 25: 785 – 805.